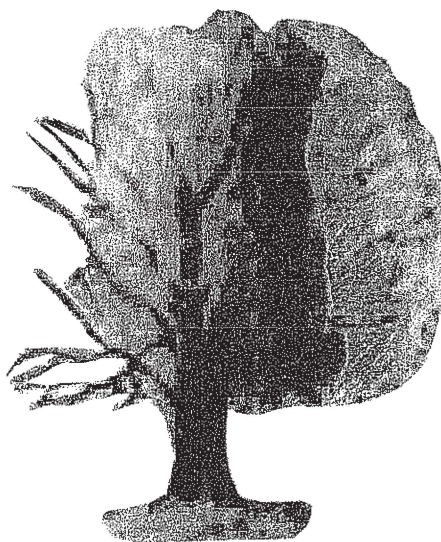


*SEMINAIRE DU
GROUPE D'ETUDE DE L'ARBRE*

*Faculté des Sciences de Nancy
23 et 24 Avril 1998*

*Les changements de phase au cours du développement
des végétaux ligneux*

Communications et résumés



*Organisateur : Jean-Michel Favre
Secrétariat : Carole Kaupp*

LA POUSSE COURTE FEUILLÉE, UN INDICATEUR DU DEGRÉ DE DIFFÉRENCIATION CHEZ LE HÊTRE (*FAGUS SYLVATICA* L.)

E. Nicolini
Unité de Modélisation des Plantes
CIRAD/GERDAT
BP 5035, 34032 Montpellier cedex 01
FRANCE

RESUME

Chez le hêtre, aucun caractère morphologique externe permettant d'appréhender de manière continue l'évolution d'un individu d'un stade juvénile végétatif vers un stade adulte florifère n'a été mis en évidence. Les seuls éléments mentionnés sont des caractères ponctuels : la marcescence, révélateur d'un état juvénile et la floraison attestant de l'entrée dans la phase adulte. L'objectif de l'étude était de mettre en évidence plusieurs marqueurs morphologiques externes du degré de différenciation chez le hêtre en décrivant simultanément l'architecture des arbres et leurs pousses courtes feuillées d'un an. L'analyse révèle que la morphologie des pousses courtes évolue en fonction de leur localisation dans la plante, de l'âge de la plante et de l'environnement dans lequel celle-ci se développe. Elle révèle aussi que cette évolution est en rapport direct avec la croissance en hauteur des arbres, mais aussi avec le degré de complexité qu'ils atteignent au cours de leur développement. L'évolution des pousses courtes constitue un repère sur lequel la marcescence et la floraison, traduisant des potentialités internes de la plante, peuvent être repérés.

Mots-clés : Rameaux courts, *Fagus*, morphologie, croissance, âge physiologique, architecture.

ABSTRACT

There isn't external morphologic character allowing to follow continuously the evolution of a beech-tree from a juvenile vegetative stage to an adult stage with flowering. The few mentioned characters are the leaf-retention, traducing a juvenile stage and flowering, attesting the entry in adult stage. The aim of this study is to find one or more external morphologic characters of a differentiation degree for *Fagus sylvatica*. by a description of architecture of trees and their one year old short shoots. The analysis shows that short shoot morphology evolves with the localisation in the plant, the age of the plant and the environment where it's living. The analysis also shows that the evolution is directly influenced by height growth of the trees, but also by the complexity degree attained by plant during his development. Short shoot evolution constitutes a scale where leaf-retention and flowering which traduce internal potentialities of the plant, may be replaced.

Key-words : short shoot, *Fagus*, morphology, growth, development stage, architecture.

INTRODUCTION

"Le développement d'un végétal s'effectue par une succession de phases caractérisées par des changements morphologiques, anatomiques, physiologiques et biochimiques qui définissent son ontogénie de la naissance à la mort. Parmi ces changements, le passage d'un stade juvénile végétatif, durant lequel la plante est incapable de fleurir, à un stade adulte florifère est celui qui a suscité le plus de recherches et de réflexions. Cette acquisition par une plante de l'"aptitude à fleurir" (Chouard 1950) n'est toutefois pas l'unique marqueur de la transition d'une phase juvénile vers une phase adulte" (Barthélémy et al 1995). De nombreux caractères de natures diverses, évoluant au cours du développement des plantes, peuvent être associés à la propension à fleurir et être utilisés comme indicateur de l'entrée dans la phase adulte (Hackett 1985). Parmi tout ces critères, certains sont externes et directement perceptible par l'observateur : la spinescence (Visser 1965), la forme des feuilles (Goebel 1889, Jentys-Szaferowa 1955), la marcescence (Berthold 1904, Magnus 1913, ...), la formation d'anthocyanes (Romberg 1944). En revanche, l'observation d'autres nécessite l'application d'une méthodologie plus lourde. C'est le cas de l'évolution des potentialités à réagir face à des stimuli externes (capacité d'enracinement des axes, Stoutemeyer 1937 ; la sensibilité aux maladies, Soegaard 1956, Wareing et al 1967) ou bien encore de la teneur des tissus en composés phénoliques (Jay-Allemand et al 1988, Murray et Hackett 1991, Jay-Allemand et al 1995, ...).

Chez le hêtre, aucun caractère externe directement accessible au sylviculteur et permettant d'appréhender de manière continue l'évolution graduelle d'un individu n'a été mis en évidence. Les éléments le plus souvent mentionné sont la marcescence, révélateur d'un état juvénile (Shaffalitzky de Muckadell 1954), et la floraison, intervenant au terme d'une phase de maturation (Wareing 1959) et seul critère valable attestant de l'entrée dans la phase adulte (Hackett 1985). Cependant, chez de jeunes arbres âgés de 10 à 30 ans, croissant dans des situations forestières plus ou moins ombrées, aucun de ces marqueurs n'est visible, du fait qu'en milieu fortement ombré, la marcescence ne s'exprime plus (Shaffalitzky de Muckadell 1959) et que, durant cette période, les arbres sont trop jeunes pour fleurir (Wareing 1959, Clark 1983). Ainsi, durant la phase de formation des arbres d'avenir, aucun marqueur simple renseignant sur l'"état physiologique" des arbres n'est présent. Notre objectif est de mettre en évidence un ou plusieurs marqueurs morphologiques externes permettant d'appréhender de manière continue l'évolution graduelle d'un individu. La présente étude consiste en une description de la pousse courte d'un an, structure omniprésente dans les arbres puisqu'elle est formée en tout point de leur appareil caulinaire. Cette analyse morphologique s'appuie sur trois paramètres susceptibles d'influencer le fonctionnement des méristèmes d'une plante au cours de son développement : la localisation des méristèmes dans la plante ("topophysis", Molisch 1915), l'âge de la plante ("cyclophysis", Seeliger 1924) et l'environnement dans lequel celle-ci se développe ("periphysis", Büsgen et Münch 1957). Cette analyse est réalisée simultanément à une analyse architecturale des arbres, méthode développée par Hallé et Oldeman (1970) donnant accès à l'organisation globale du système caulinaire du végétal.

Le lieu de l'étude

Les observations se sont déroulées en France, dans 3 forêts en situation de plateau : la forêt du Marquis et celle de Vaudeville situées en Meuse et qui sont voisines, ainsi que la forêt domaniale de Lyons-La-Forêt située en Seine maritime.

Les arbres étudiés

Ils constituent 3 groupes. Le premier, destiné à observer l'évolution globale de l'architecture des arbres au cours de leur développement, est constitué d'individus d'âges différents issus de régénérations naturelles plus ou moins denses en Forêt du Marquis. Ces individus sont dans des situations environnementales variables conditionnées par une sylviculture classique visant à exploiter les arbres "mûrs" pour l'abattage, tout en assurant un bon développement des individus des strates inférieures. -Le groupe II, destiné à observer l'effet d'un couvert forestier sur la forme des arbres, est constitué de 3 sous-groupes issus de régénérations naturelles denses (60000 à 90000 ind./hect.). Le premier sous-groupe est constitué d'arbres de plus de 18 ans se développant sous futaie fermée (plus de 180 ind./hect.) en forêt de Vaudeville. Le deuxième, composé de 50 d'individus de 18 ans, est situé sous futaie dense (150 à 180 ind./hect.) en forêt de Vaudeville, tandis que le troisième, en Forêt du Marquis, comprend 40 individus de 18 ans qui ne bénéficient d'aucun abri supérieur. -Le groupe III situé en forêt de Lyons a été choisi pour illustrer l'effet de la densité de plantation. Les individus décrits, âgés de 14 ans, sont issus de 2 plantations de plein découvert de densité différentes (625 et 40000 ind./hect.). Dans chacune d'elles, 60 arbres ont été décrits.

Les méthodes d'observation

Les arbres ont fait l'objet de 3 types de description : une description architecturale, une mesure de la longueur des pousses annuelles successives de leur axe principal, ainsi que des prélèvements de pousses. L'analyse architecturale est réalisée selon la méthode décrite lors de précédentes études (Hallé et Oldeman 1970, Hallé et al 1978, Hallé et Edelin 1987, Barthélémy 1988, ...).

Les pousses courtes feuillées d'un an prélevées dans la partie sommitale des houppiers, ainsi qu'à leur base. Elles sont constituées d'entre-noeuds réduits et sont dépourvues de bourgeon latéral fusiforme (futur rameau) et de fruit (en précisant leur appartenance à des structures florifères ou stériles). Ces pousses sont prélevées en été, lorsque les feuilles sont mures, ainsi qu'en hiver, lorsque les tiges sont lignifiées. Les parties analysées sont la tige et les feuilles qu'elle porte.

Le prélèvement des feuilles est réalisé sur les parties hautes d'individus de pleine lumière pour éviter les effets de l'ombre sur la surface (Logan et Krotkov 1969, Loach 1970, Aussenac et Ducrey 1977, McClendon et McMillan 1982, Ducrey 1992, ...) et la forme des limbes foliaires (Jones 1995). Ces 2 critères sont respectivement mesurés à l'aide d'un intégrateur de surface (Li.COR modèle 3100), et à l'aide d'un logiciel d'analyse d'images, Optilab, qui fournit la valeur inverse du rapport entre le plus long segment du limbe foliaire, délimité par la nervure principale, et la valeur moyenne des segments perpendiculaires. Les critères retenus pour l'analyse des tiges sont le nombre total de noeuds (noeuds portant des cataphylles ou des feuilles assimilatrices),

et le diamètre mesuré au niveau des cicatrices de cataphylles de la base de chaque pousse.

RESULTATS

Evolution des pousses courtes feuillées au cours du développement ontogénique des arbres

L'architecture des arbres du groupe I

A l'âge de 7 ans (Figure 1A), les arbres sont constitués d'un axe principal ramifié vertical dont les accroissements annuels sont plus importants à mesure que les arbres vieillissent (Figure 2). Cette évolution graduelle est aussi exprimée par les méristèmes axillaires, formés chaque année sur le tronc, qui édifient des axes latéraux obliques de plus en plus développés : ceux de la base du tronc sont généralement des rameaux courts constitués de pousses courtes non ramifiées, tandis que sur les parties médianes et hautes, les axes latéraux sont constitués de pousses annuelles plus longues, pouvant porter 1 ou 2 catégories d'axe : les rameaux courts et les brindilles qui portent des rameaux courts.

Cette augmentation de la longueur des pousses annuelles du tronc se poursuit au cours du développement des arbres. Parvenus à l'âge de 18 ans (Figure 1B), les arbres ont un tronc vertical qui porte un houppier composé d'axes latéraux obliques dont les pousses annuelles sont plus développées que précédemment : ce sont des branches qui portent rameaux longs, brindilles et rameaux courts. Dans le haut de l'arbre, des axes latéraux verticaux reproduisent l'ensemble des caractéristiques morphologiques du tronc et contribuent à la formation de fourches : ce sont les charpentières.

Lorsqu'une fourche est formée (Figure 1C), les brins qui la constituent se développent suivant les mêmes modalités que le tronc et forment, à leur tour, des axes latéraux qui acquièrent progressivement leurs caractéristiques de croissance et forment de nouvelles fourches. Cette phase du développement, qui correspond à la mise en place de la couronne, est accompagnée d'une diminution de la longueur des accroissements annuels de l'ensemble des "axes principaux" (Figure 2), gris clair), d'un appauvrissement de leur ramification séquentielle et de l'apparition de la floraison qui, par la suite, se manifesterait tout au long de la vie de l'arbre. Parvenu à l'âge de 50 ans, les axes principaux en périphérie de la couronne (Figure 1C) ne portent que des axes latéraux constitués au maximum de 3 catégories d'axes latéraux : des rameaux longs, des brindilles et des rameaux courts.

Au cours des stades de développement ultérieurs, la diminution de la longueur des accroissements annuels se poursuit tandis que la cime des arbres s'agrandit par la formation de fourches de plus en plus fréquentes. Cette diminution graduelle de la vigueur s'accompagne également de la mort des axes latéraux de faible développement des parties basses et centrales de la couronne et par l'apparition, dans ces mêmes zones, d'une ramification tardive (epicormic shoot, Kozłowski 1970). Aux alentours de la centaine d'années (Figure 1D), les arbres de cette forêt ont quasiment atteint leur hauteur maximale. Leur houppier, large, est constitué en périphérie d'un très grand nombre d'axes principaux dont les accroissements annuels sont réduits (Figure 2), tout comme leur ramification séquentielle qui n'est plus représentée que par des brindilles et des rameaux courts.

La morphologie des pousses courtes feuillées

L'évolution architecturale des arbres s'accompagne de modifications morphologique de la tige des pousses courtes émises chaque année dans le haut des arbres. Les arbres de 7 ans forment des pousses courtes marcescentes (Figure 3A), stériles, grêles (Figure 4A, rond noir) et constituées en moyenne de 10 noeuds (7 cataphylles et 3 feuilles) (Figure 4 B, rond noir). En revanche, les pousses courtes formées par de vieux arbres (Figure 3B), de longueurs similaires, sont plus épaisses, constituées de 16 noeuds (11 cataphylles et 5 feuilles) et peuvent porter des fruits. L'évolution entre ces 2 types de pousse courte n'est pas linéaire : rapide au début de la vie de l'arbre, elle se ralentit lorsqu'il approche de sa trentième année, âge qui correspond généralement au début du développement de sa cime et à l'apparition de la floraison, puis devient relativement stable (Figure 4). Cette évolution se produit aussi sur des pousses longues (Figure 4A et 4B, carré). Le nombre de noeuds et le diamètre des pousses courtes évoluent de manière coordonnée (Figure 5). Pour la suite, seule l'information ayant trait au diamètre sera figurée puisqu'elle est corrélée avec le nombre moyen de noeuds.

La morphologie des feuilles évolue également. La surface foliaire (Figure 6B), petite chez les arbres de 7 ans, est importante chez les arbres de 18 ans, puis elle est à nouveau petite chez les vieux arbres. En ce qui concerne la forme du limbe (Figure 6A), le rapport "largeur/longueur obtenu sur de jeunes individus, est beaucoup plus faibles que celui mesuré sur de vieux arbres, ce qui signifie que les feuilles des pousses courtes des jeunes arbres sont plus allongées que celles d'arbres âgés. Les feuilles sont de plus en plus épaisses lorsqu'elles sont formées par des arbres d'âges croissant (Figure 6C).

Evolution des pousses courtes feuillées en fonction de leur localisation dans les arbres

Généralement, les branches basses (Figure 7A) et hautes (Figure 7B) du houppier d'arbres forestiers n'ont pas la même structure, ni le même taux de croissance : celles de la partie haute qui présentent les accroissements annuels et un degré de ramification les plus importants, portent les pousses courtes les plus épaisses (Figure 7C, noir) et les plus feuillées. Une évolution similaire se produit sur des rameaux à développement tardif situés à différents niveaux de la couronne d'un vieil arbre : ceux situés au bas de la cime portent des pousses courtes plus grêles (Figure 8, noir) et moins feuillées que celles portées par les rameaux épïcormiques situés plus haut (Figure 8, gris foncé).

Evolution des pousses courtes en fonction du milieu dans lequel les arbres se développent

Evolution des pousses courtes chez des arbres de même âge bénéficiant ou non d'un couvert forestier

Sous futaie fermée, les arbres décrits de 18 ans (Figure 9A) sont constitués d'un tronc oblique très grêle qui porte des rameaux peu développés. Ces derniers portent 1 ou 2 catégories d'axes latéraux et forment un houppier tabulaire. Sous futaie dense, les arbres de 18 ans (Figure 9B) présentent un houppier bien hiérarchisé autour d'un tronc vertical plus épais. Les branches obliques portent 2 ou 3 catégories d'axes latéraux. En

plein découvert, les arbres de 18 ans (Figure 9C) sont constitués d'un tronc vertical puissant qui porte des axes latéraux obliques ou verticaux. Les axes latéraux obliques, plus développés que dans le cas précédent, portent 3 catégories d'axes latéraux, tandis que les axes latéraux verticaux dupliquent la structure de l'axe qui les porte et forment une fourche. L'ensemble forme un houppier plus développé et ramifié que celui des individus à l'ombre.

Les arbres de plein découvert, les plus développés, forment les pousses courtes les plus épaisses (Figure 9D, gris) et les plus feuillées.

Evolution des pousses courtes chez des arbres d'âges différents croissant sous futaie fermée

Les individus observés en futaie fermée (Figure 10) ont en commun un houppier tabulaire porté par un tronc vertical peu ramifié dont les dimensions varient en fonction de l'âge des arbres. Les plus âgés (Figure 9C) sont constitués d'un tronc grêle relativement haut qui est le résultat d'un développement antérieur de l'arbre en milieu plus ouvert (individu B, Figure 9). La poursuite du développement en futaie fermée, en raison du développement des arbres de la strate supérieure, se traduit par une diminution de la longueur des accroissements annuels du tronc et des branches, de la mort des rameaux les plus bas et d'un changement de direction de croissance des axes les plus hauts qui forment un houppier tabulaire. Les individus de 6 ans (Figure 10A), se sont d'emblée développés en futaie fermée. Leur axe principal, peu développé, est oblique et ne porte qu'un ordre de ramification. L'individu B présente une structure intermédiaire.

Les arbres les plus âgés, les plus hauts et les plus ramifiés, forment les pousses courtes les plus épaisses (Figure 10D, gris) et les plus feuillées.

Evolution des pousses courtes des arbres en fonction de la densité de plantation

Plantés en forte densité (Figure 11B), les arbres ont une structure peu hiérarchisée : le tronc vertical grêle porte des branches obliques ou verticales plus ou moins développées qui entrent souvent en concurrence avec lui et forment des fourches. Leur houppier est étroit et peu développé en raison de la disparition, par élagage naturel, des branches basses. Les arbres plantés à de faible densité (Figure 11A) ont une structure plus hiérarchisée faite d'un houppier large occupant la totalité d'un tronc vertical puissant en raison d'un élagage naturel négligeable des branches.

En situation de faible densité, les arbres présentant des accroissements annuels légèrement moins importants que ceux des arbres en situation de forte densité, forment des pousses courtes plus épaisses (Figure 11C, gris) et plus feuillées. La surface des limbes foliaire est légèrement plus petite chez les arbres en situation de faible densité (Figure 12, gris). Quant à leur forme, elle ne semble pas différer d'un type d'arbre à l'autre.

L'évolution morphologique des pousses courtes du hêtre au cours de son ontogénie

L'analyse des pousses courtes montre que celles-ci évoluent de manière significative au cours du temps, que cette évolution est en rapport direct avec la croissance en hauteur des arbres, mais aussi et surtout avec le degré de complexité qu'ils atteignent au cours de leur développement. En fonction du niveau d'observation adopté (Figure 13A), les caractères des pousses courtes évoluent différemment (Figure 13B). Cette situation nous amène à considérer le développement du hêtre sous 2 aspects différents : en considérant soit les pousses annuelles du ou de ses axes principaux, soit le niveau du système caulinaire global.

Le niveau des pousses annuelles du hêtre

Lorsque l'on considère le ou les axes principaux composant le système caulinaire des arbres, ceux-ci sont constitués de pousses annuelles différentes selon le rang ontogénique qu'elles occupent (Figure 13) : les pousses, peu développées au début de la vie des individus, ont une longueur maximale lors de la mise en place de la couronne puis présentent à nouveau des mensurations plus modestes à mesure que celle-ci s'agrandit. La surface des limbes foliaires des pousses courtes, suit le même type d'évolution figuré par une courbe en cloche. Le lien entre le taux d'accroissement annuel des axes et la surface de leurs feuilles, confirmé par l'exemple des arbres en plantation plus ou moins denses (Figures 11A et 12), a déjà été observé sur des espèces herbacées (*Helianthus annuus*, Pieters 1985) ou ligneuses (*Populus euramericana*, Pieters 1974, 1993) et semble exprimer la vigueur de la plante, au sens donné à ce mot à la fois par Gill et Tomlinson (1971) et par Champagnat (1954) ; Gill et Tomlinson apprécient la vigueur par la mesure du plastochrone tandis que Champagnat considère plutôt la durée de la période de croissance. Dans un cas comme dans l'autre, les individus les plus vigoureux sont ceux qui forment les pousses les plus feuillées ou les plus longues.

Le niveau du système caulinaire du hêtre

Si l'on considère le système caulinaire du hêtre dans son ensemble (Figure 13), l'évolution est différente de la précédente. Au cours de son ontogénie, un individu édifie un système ramifié de plus en plus complexe selon une succession précise d'étapes de construction. Ce développement, décrit auparavant et qui n'a pas été quantifié globalement, peut être représenté sous la forme d'une production annuelle de matière sèche traduisant l'activité des méristèmes latéraux et apicaux des arbres (Kozlowski 1971), comme cela a été fait par Möller et al (1954) sur des hêtres danois : au début de leur développement, la production augmente rapidement, puis se stabilise à l'approche de la maturité sexuelle. Ce type d'évolution est également suivi par la forme des limbes foliaires et par les caractères de la tige des pousses courtes. L'évolution de la **forme des limbes** s'exprime par la formation de feuilles plus rondes (Figure 6A), épaisses et cireuses à mesure que l'arbre vieillit. Cette évolution, rapide durant les premières années de vie du hêtre, puis lente par la suite, semble principalement liée aux différents degrés d'organisation que la plante présente au cours de son ontogénie. Ce dimorphisme foliaire, largement décrit par le passé (Goethe 1790, Goebel 1908,...) est considéré comme étant le résultat d'une évolution de la physiologie des méristèmes. La forme des limbes foliaires peut alors constituer un

moyen d'approximation du degré de différenciation, de l'"âge physiologique" d'un végétal (Benedict 1915, Ashby 1948,...). L'évolution de la **morphologie caulinaires** des pousses courtes peut aussi être divisée en deux phases distinctes (Figure 4): une phase d'évolution rapide, correspondant à une augmentation de l'activité de l'ensembles des méristèmes primaires des arbres, suivie par une phase d'évolution lente lorsque cette activité devient moins intense.

Le lien entre ces 2 paramètres signifie-t-il que la morphologie de la tige des pousses courtes peut rendre compte des différents degrés d'activité des méristèmes apicaux et latéraux atteints par les arbres à différents moments de leur vie ? De même, les évolutions similaires de ces 2 caractères permettraient-elles de voir dans les pousses courtes un éventuel marqueur de l'état physiologique chez le hêtre ? Il est nécessaire, pour répondre à ces questions, de replacer la différenciation morphologique des pousses courtes au sein du développement du hêtre, en analysant les différentes étapes de construction de son système ramifié aérien en fonction du milieu dans lequel il se développe.

La pousse courte feuillée, indicateur du degré d'activité maximal atteint chez le hêtre ?

Au cours des premiers stades de développement en clairière, les jeunes hêtres passent par une phase d'installation marquée par une augmentation de la dimension des structures caulinaires formées chaque année. Si le milieu est rapidement ouvert (Figure 14, situation 1), la progression des accroissements annuels du tronc et des branches se poursuit et les arbres parviennent rapidement à la mise en place des branches maîtresses et au développement de leur couronne. En revanche, si le milieu n'est pas ouvert (situation 2), les accroissements annuels du tronc se stabilisent et les arbres présentent un houppier élancé bien hiérarchisé "tronc-branches". Lorsque le milieu se referme un peu plus en raison de la croissance des arbres de la strate supérieure (situation 2, 3 et 4), les accroissements annuels du tronc et des branches diminuent rapidement. Cette diminution s'accompagne d'une réduction de leur degré de ramification, de la mort des branches les plus basses et d'un changement de la direction de croissance des axes les plus hauts qui forment un houppier tabulaire lorsque la croissance atteint un niveau bas.

Pour chacune des formes de hêtre observées, l'évolution des caractères caulinaires des pousses courtes se traduit par une augmentation rapide de leurs valeurs lorsque les arbres présentent un accroissement annuel soutenu de la masse de leur houppier, suivie par un plateau lorsque cette croissance se stabilise ou diminue (Figure 15A et 15B). Lorsque les arbres croissent d'emblée en futaie fermée (Figure 15B, situation 4), ils forment des pousses peu développées et peu ramifiées. Leur masse foliaire évolue très peu tout comme la morphologie de leurs pousses courtes. A l'inverse, des arbres croissant en futaie claire (Figure 15B, situation 1) présentent une forte augmentation de la longueur des accroissements annuels du tronc. Cette progression rapide est accompagnée par la mise en place de branches de plus en plus développées et ramifiées : la masse foliaire évolue rapidement d'une année sur l'autre et la morphologie des pousses courtes aussi. Dans ces conditions, L'arbre parvient rapidement au stade de duplication de ses axes principaux et au développement de sa couronne. L'atteinte de ce stade est généralement marquée par la stabilisation puis la diminution de la longueur de ses pousses annuelles et par l'apparition de la floraison (Figure 15A, rond). L'évolution des pousses courtes se stabilise aussi. Cette influence sur l'évolution caulinaires des pousses courtes de la dynamique d'expansion du

houppier plutôt que celle d'une simple croissance en hauteur des plantes, est confirmée par l'exemple des arbres de même âge plantés en plein découvert selon différentes densités (Figure 11A et 11B). En plantation dense, les arbres ont une croissance en hauteur similaire à celle des arbres plantés à de faibles densités. Cependant, ils subissent un élagage naturel important des branches basses de telle manière que les dimensions de leur houppier augmentent moins vite que celles des houppiers des arbres isolés dont les branches persistent tout au long du développement de la plante. Cette évolution lente du volume de houppier fonctionnel des hêtres en forte densité est associée à une évolution plus lente de la morphologie caulinaires de leurs pousses courtes (Figure 11C).

Les pousses courtes feuillées, indicateur du degré de différenciation chez le hêtre

Sur la base de la croissance primaire des axes principaux, le développement du hêtre en croissance libre peut être décomposé en 2 phases distinctes : une première phase au cours de laquelle l'activité des méristèmes primaires s'accroît suivie par une phase durant laquelle cette activité décroît.

L'évolution de la tige des pousses courtes au cours de l'accroissement d'activité des méristèmes du hêtre

Durant la première phase de la vie de la plante, la production annuelle de matière sèche est croissante (Möller et al 1954). Au cours de cette phase stérile, le tronc, dont la croissance est marquée par la formation de pousses annuelles de plus en plus importantes, installe dans un ordre précis différentes catégories d'axes latéraux constituées de pousses annuelles de plus en plus développées et ramifiées : la première catégorie qui apparaît sur l'axe principal est représentée par les rameaux courts, puis viennent ensuite les brindilles, les rameaux longs, les branches et enfin les charpentières verticales formées au moment où la croissance du tronc atteint son paroxysme (Nicolini et Caraglio 1994) et qui dupliquent son développement. Durant cette période d'enrichissement des structures, la morphologie des pousses annuelles de chacune des catégories d'axe n'est pas figée. Nous avons vu que la morphologie caulinaires des pousses courtes évolue à mesure que celles-ci sont formées au cours du développement de la plante et qu'elle parvient à un degré de différenciation quasiment maximal peu de temps après la formation des charpentières. Les rameaux courts formés au début du développement des arbres sont très différents de ceux apparus lorsque les arbres forment leur cime. Nous avons vu, plus succinctement, que cette évolution au sein d'une catégorie de pousse annuelle se produit aussi chez une catégorie donnée de pousse longue (Figure 4A et 4B, carré). On peut supposer que les autres catégories de pousses longues, constituant les différentes catégories d'axes latéraux énoncées auparavant, se comportent de la même manière. Ainsi, l'expansion du système caulinaires du hêtre se réalise à partir de l'édification et du développement de différentes structures dont la morphologie fine évolue continuellement dès le moment de leur mise en place et qu'elles sont répétées au cours du développement de la plante (Figure 16). Durant cette phase qui va de la graine à la mise en place des charpentières, celle-ci forme des structures nouvelles : elle édifie son architecture spécifique élémentaire (Figure 17A et B) ou unité architecturale (Barthélémy et al 1989). Cette phase correspond à la "rising phase" ou "maturation phase" de Wareing (1959) puisque chez le hêtre, la floraison apparaît peu de temps après la mise en place des charpentières.

L'évolution de la tige des pousses courtes au cours de la diminution d'activité des méristèmes du hêtre

Au cours de la seconde phase de développement, la production annuelle de matière sèche des arbres se stabilise (Möller et al 1954). Cette période, qui correspond à la poursuite du développement des charpentières de l'arbre et à l'apparition des premières fleurs, est marquée par une diminution progressive des accroissements annuels des axes principaux. La diminution n'est pas linéaire. Durant cette période, les axes principaux traversent des phases de faible croissance, au cours desquelles ils ramifient peu, suivies par des phases de forte croissance lors desquelles ils édifient des axes latéraux plus développés qui peuvent dupliquer leur développement (fourche), multipliant ainsi en périphérie de la couronne, le nombre des axes principaux. Malgré la répétition de ces fluctuations qui contribuent à l'accroissement du houppier, la vigueur des axes principaux ne cessent globalement de décroître, tandis que leur ramification séquentielle s'appauvrit. Cette réduction graduelle est accompagnée par la mort des axes latéraux de faible développement des parties basses de la couronne et par l'apparition, dans ces mêmes zones, de structures tardives de remplacement, les rameaux épïcormiques issus de méristèmes latents. De cette manière, différentes structures latérales, formées par les axes principaux de la couronne à différentes périodes de leur développement, se superposent dans le temps (Figure 17A et 17B) :

- les structures séquentielles (Figure 17A et B, gris), participent à la construction de la couronne de l'arbre qui conquiert un espace disponible autour de lui. Tout au long de cette période, elles édifient entre autre des pousses courtes dont la morphologie évolue très peu et reste similaire à celle des pousses courtes formées par l'arbre au terme de l'ontogenèse de son unité architecturale (Figure 17B, gris),

- les structures tardives (Figure 17A et B, noir), apparues dans des zones élaguées, réexploitent l'espace acquis par les structures séquentielles plusieurs années auparavant. La morphologie de leurs pousses courtes est similaire à celle des pousses courtes formées par l'arbre au cours de l'ontogenèse de son unité architecturale : plus ces rameaux épïcormiques sont formés à un niveau bas dans l'arbre et plus les pousses courtes qu'ils forment, sont proches de celles formées au début de l'ontogenèse de l'unité architecturale (Figure 17B, noir).

Ainsi, lors de l'expansion de la couronne, phase qui correspond à l'"ageing" ou "falling phase", (Wareing 1959), l'arbre édifie des structures similaires à celles précédemment formées lors de l'ontogenèse de l'unité architecturale. La couronne est le siège d'un processus de réitération (Oldeman 1974), processus morphogénétique à travers lequel l'organisme duplique totalement ou partiellement son architecture élémentaire (Barthélémy et al 1989). En fonction du statut des structures formées dans la couronne, l'amplitude de réitération de l'architecture élémentaire est variable (Edelin 1984, Barthélémy 1988). Lors de la phase de construction de la couronne de l'arbre par "réitération sylleptique" (Edelin 1984) ou "séquentielle" (Drénou 1994), le développement de l'individu semble se réaliser de manière continue, sans véritable retour en arrière, puisqu'il ne fait que reproduire des structures similaires à celles créées au terme de l'édification de l'architecture élémentaire. Les seuls retours en arrière, très relatifs, se produisent lors des fluctuations de la croissance, au cours desquelles les méristèmes édifient alternativement des pousses annuelles plus ou moins longues. En revanche, lors de la réexploitation de l'espace par les rameaux épïcormiques, "réitération proleptique" (Edelin 1984) ou "tardive" (Drénou 1994), le développement de la plante présente de véritables rajeunissements puisque chaque

nouvelle structure formée au bas de la couronne débute son développement par des structures similaires à celles formées par la plante au cours de ses premiers stades de son développement.

L'intérêt des pousses courtes dans la description du processus de réitération du hêtre

Sur la base de l'occurrence ou non de phénomènes de rajeunissement qui consistent en une réacquisition des propriétés d'un individu jeune (Fortanier et Jonkers 1976, Franclet 1983), le développement des hêtres peut être subdivisé en deux parties distinctes :

- une phase de construction très partiellement réitérative, voire non réitérative, de l'arbre à l'aide de structures séquentielles qui conquièrent un espace (Figure 17A et 17B, gris). Cette phase englobe l'ontogenèse de l'arbre depuis la germination de la graine jusqu'à l'expansion maximale de la couronne.

- une phase de réexploitation réitérative de l'espace acquis à l'aide de structures tardives qui répètent réellement des formes créées au cours de l'édification de l'architecture élémentaire (Figure 17A et 17B, noir).

Cette distinction, basée sur l'appréciation fine de l'ampleur des processus de rajeunissement dans l'arbre, est possible par l'analyse des pousses courtes en l'absence d'autres repères ponctuels tels que la marcescence ou la floraison. L'évolution du nombre de noeuds et du diamètre des pousses courtes d'un an expriment l'évolution des potentialités minimales des méristèmes organogènes et histogènes lors de l'édification de la structure la plus petite que peut former la plante au cours de sa vie. Les pousses courtes représentent, à chaque moment de la vie de l'arbre et en différents endroits de sa structure ramifiée, la limite inférieure des potentialités de développement de ses différentes structures caulinaires. Cette limite, matérialisée par un nombre fini d'organe foliaire, permet d'évaluer précisément un retour en arrière de la morphologie du végétal, chose qui ne pouvait l'être auparavant, puisque la limite matérielle manquait. Ainsi, chaque étape du développement de la plante, caractérisé par une architecture donnée, peut l'être aussi par une certaine morphologie des pousses courtes. L'évolution des caractères de leur tige constitue une échelle de différenciation sur laquelle certains caractères externes qui traduisent des potentialités internes de la plante au cours de sa vie, peuvent être repérés : la plante parvenue au dessus d'un certain diamètre et d'un certain nombre de noeuds de ses pousses courtes, n'exprime plus de marcescence, de même qu'en deçà d'une certaine valeur de ces 2 caractères, elle ne peut fructifier (Figure 17A). L'évolution des pousses courtes reflète un mouvement global continu entrepris par la plante lors de la réalisation d'un programme de développement de sa structure ramifiée et au cours duquel celle-ci perd ou acquiert de nouvelles potentialités. Ce mouvement conduisant l'ensemble de l'individu en développement vers la sénescence et la mort, entrecoupé "... de phénomènes de renouveaux partiels qui "cassent" cette avancée" (Nozeran 1986), n'est autre que le "mouvement morphogénétique" défini par Nozeran et al (1983).

CONCLUSION

L'étude de l'architecture et de la morphologie des pousses courtes d'un an chez le hêtre montre que celles-ci constituent un outil de diagnostic, une échelle de mesure de

l'état "physiologique" des arbres sur laquelle divers caractères comme la floraison peuvent être repérés : leur morphologie caulinare rend compte de l'évolution graduelle du degré de différenciation des différentes structures qui composent un individu, tandis que leurs surfaces foliaires peuvent constituer un bon critère d'appréciation de sa vigueur globale (longueur moyenne des pousses annuelles d'un an composant le système caulinare). Par le biais des pousses courtes du hêtre, nous avons une vision plus précise de son architecture élémentaire puisque l'on dispose maintenant, en plus de la limite fournie par l'apparition de la floraison, d'une échelle des potentialités végétatives de la plante (potentialités des méristèmes organogènes et histogènes) qui permet d'apprécier la dynamique d'évolution du degré de différenciation. Les pousses courtes offrent aussi de nouvelles voies pour la réflexion sur le processus de réitération du hêtre en offrant un outil d'appréciation des rajeunissements effectués par les arbres au cours de leur développement. Il serait intéressant maintenant de voir si l'évolution morphologique des pousses courtes observée chez le hêtre se manifeste chez d'autres espèces et si c'est le cas, comment certains caractères comme la floraison sont repérés sur cette échelle de différenciation.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M. Berte, directeur du GEDEFOR 55, et son équipe qui a permis la réalisation de ce travail en mettant gracieusement à sa disposition le Bois du Marquis. Il remercie également Mr. Vernier (I.N.R.A. de Champenoux) et son équipe qui ont permis de prélever au fusil des échantillons sur de grands arbres, ainsi que O. Chouillou, S. Sabatier, Y. Caraglio et T. Coudurier pour la lecture critique qu'ils ont fait du manuscrit.

* * *
* *
*

BIBLIOGRAPHIE

- Ashby E., 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape. New Phytologist, Vol. 47, N°2.
- Aussenac G. et Ducrey M., 1977. Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiflora* Salisb.) de l'Est de la France. I/ Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. Ann. Sci. For., 34 (4) : 265-284.
- Barthélémy, D. 1988. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique. Thèse de doctorat, U.S.T.L. de Montpellier, 262p.
- Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E., 1995. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. (Sous presse).
- Barthélémy D., Edelin, C., Hallé, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity, L.B. Holm-Nielsen and H. Balslev (Eds.), 89-100, Academic Press, London.
- Benedict H.M., 1915. Senile changes in leaves of certain plants. Mem. Cornell agric. Exp. Sta., 7 : 281-370. (in ashby 1948)
- Berthold G., 1904. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation II. 257. Leipzig.

- Büsgen M., Münch S., 1957. Bau und leben unserer Waldbäume 3., 50-52, 70-78, 260. Jena.
- Chouard P., 1950. Pourquoi fleurissent les plantes. Conférences faites au palais de la découverte, 29 Oct. 1949, Univ. Paris, 61 p.
- Clark J.R., 1983. Age-related changes in tree. J. Arbor., 9 : 181-185.
- Drénou C., 1994. Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales. Th. Doct., Univ. Montpellier II ; 263 p.
- Ducrey M., 1992. Variation in leaf morphology and branching pattern of some tropical rain forest species from Guadeloupe (French West Indies) under semi-controlled light conditions. Ann. Sci. For., 49 : 553-570.
- Edelin C., 1984. L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II ; 258 p.
- Franclet A., 1983. Rajeunissement, culture in vitro et pratique sylvicole. Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot., 130 : 87-98.
- Fortanier E.J., Jonkers H., 1976. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenical and physiological ageing. Acta Hort., 56 : 37-44.
- Gill A.M., Tomlinson P.B., 1971. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. Biotropica, 3, 2 : 109-124.
- Goebel K., 1889. Ueber die Jugendzustände der pflanzen. Flora, 72 : 1-45.
- Goebel K., 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der pflanzen. B.G. Teubner Edit., Berlin und Leipzig, 260 P.
- Hackett W.P., 1985. Juvenility, Maturation, and Rejuvenation in Woody Plants. Horticultural Reviews, Vol.7 : 109-155.
- Hallé, F., Edelin, C. 1987. L'analyse architecturale des arbres. In : 6e Colloq. sur les Recherches Fruitières, Bordeaux, 10-11 Déc. 1987, pp. 5-19. C.T.I.F.L., Pont de la Maye et I.N.R.A., Paris.
- Hallé, F., et Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178p.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag, 441p.
- Jay-Allemand C., Cornu D., Macheix J.J., 1988. Biochemical attributes associated with rejuvenation of walnut trees. Plant. Physiol. Biochem., 26 : 139-144.
- Jay-Allemand C., Barthélémy D., Sabatier S., Bruant B., 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (*Juglans nigra* x *Juglans regia*). in Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (France), 23-25 novembre 1993, INRA, Paris (Les Colloques, n°74).
- Jentys-Szaferowa J., 1955. Polymorphism of tree leaves and its causes. Acta Soc. Bot. Polon., 24 : 187-236.
- Jones C.S., 1995. Does shade prolong juvenile development? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae). Am. J. Bot. 82(3) : 346-359.
- Kozlowsky T.T., 1971. Growth and Development in Trees. Vol. 1 : Seed Germination, Ontogeny, and Shoot growth ; 443 P. - Vol. 2 : Cambial Growth, Root Growth, and Reproductive Growth ; 514 P. Academic press, Inc., New York et London.
- Loach K., 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. New Phytol., 69 : 273-286.
- Logan K.T., Krotkov G., 1969. Adaptation of the photosynthetic mechanism of sugar maple (*Acer Saccharum*) seedlings grown in various light intensities. Physiol. Plant., 22 : 104-116.
- Magnus W., 1913. Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. Biol. Cbl., 33 : 309-337.

- McClendon J.H. et McMillan G.G., 1982. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants. *Bot. Gaz.*, 143(1) : 79-83.
- Murray J.R., Hackett W.P., 1991. Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase in *Hedera helix* L., *Plant. Physiol.*, 97 : 343-351.
- Molisch H., 1915. Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei 1., 233-239.
- Möller C. M., Müller D., Nielsen J., 1954. Graphic representation of dry matter production of european beech. *Det. Forstl. Forsogsv. Danmark*, 21 : 327-335.
- Nicolini E., Caraglio Y., 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez *Fagus sylvatica* L., en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Can. J. Bot.* 72 : 1723-1734.
- Nozeran R., 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensa*, p. 415-430.
- Nozeran R., Demni S., Bouzid S., Rossignol-Bancilhon L., 1983. Analyse du comportement morphologique de jeunes bigaradiers (*Citrus aurantium* L. Rutacées). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 130, *Lettres Botaniques* : 109-129.
- Oldeman R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mem.* 73, O.R.S.T.O.M., Paris ; 184p.
- Pieters G. A., 1974. The growth of sun and shades leaves of *Populus euramericana* Robusta in relation to age, light intensity and temperature. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 74(11) : 1-106.
- Pieters G. A., 1983. Growth of *Populus euramericana*. *Physiol. Plant.* 57 : 455-462.
- Pieters G. A., 1985. Effects of irradiation level on leaf growth of sunflower. *Physiol. Plant.* 65 : 263-268.
- Romberg L.D., 1944. Some characteristics of the juvenile and the bearing pecan tree. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 44, 255-259.
- Schaffalitzky de Muckadell M., 1954. Juveniles stages in woody plants. *Physiol. Plant.*, 7, p. 782-796.
- Schaffalitzky de Muckadell M., 1959. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forsth. Forsgösv. Danmark*, 25 (4) : 309-455.
- Seeliger R., 1924. Topophysis und Zyklophysys pflanzlicher Organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. *Angew. Bot.*, 6 : 191-180.
- Stoutemeyer V.T., 1937. Regeneration in various types of apple wood. *Res. Bull. Ia. agric. Exp. Sta.*, 218 : 308-352.
- Soegaard B., 1956. Leaf blight resistance in thuja. *Arsskr. Vet.-Landbohojsk*, 30-48.
- Wareing P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 56 : 282-289.
- Wareing P.F., Seth A.K., 1967. Ageing and senescence in the whole plant. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 21 : 543-558.

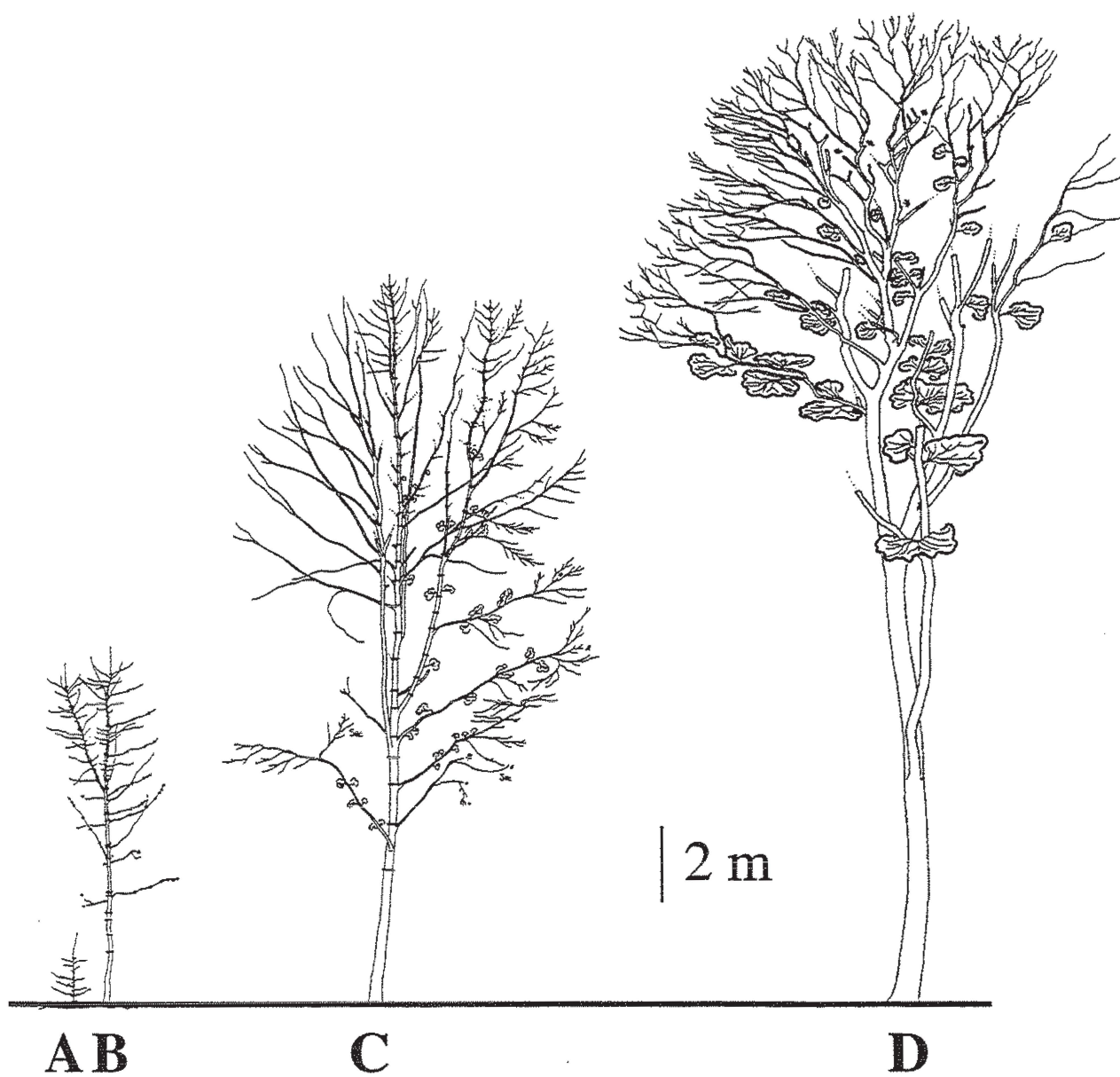


Figure 1 : Architecture des arbres en fonction de leur âge. A, B, C et D présentent des arbres respectivement âgés de 7, 20, 50 et plus de 100 ans.

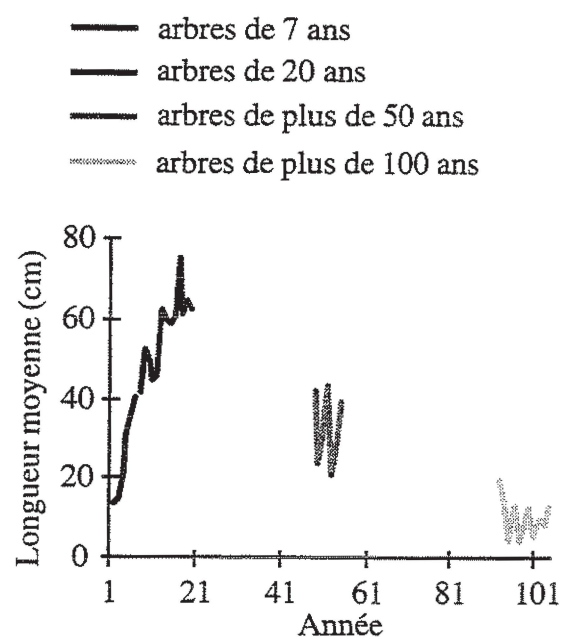


Figure 2 : Evolution de la longueur des accroissements annuels des axes principaux au cours du développement des arbres. Les différents traits représentent les longueurs mesurées sur des arbres de 7 ans (noir), 20 ans (gris foncé), 50 ans (gris clair) et plus de 100 ans (gris très clair).

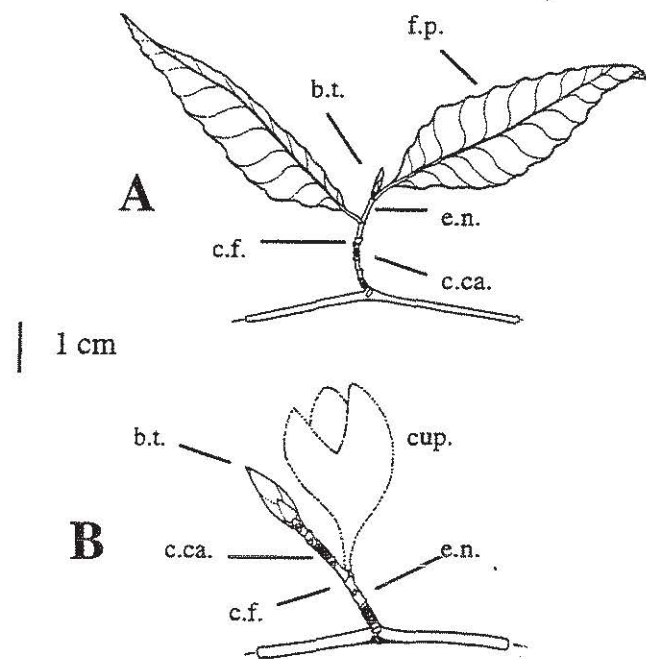
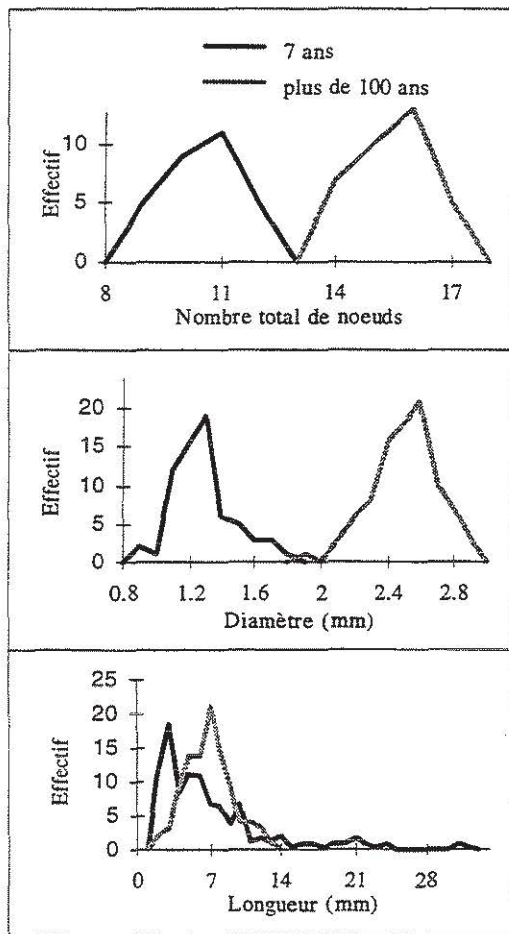


Figure 3 : Morphologie de rameaux courts de 2 ans appartenant à des arbres d'âges différents ; A est porté par un arbre de 7 ans, tandis que B est porté par un arbre d'une centaine d'années. Les courbes à gauche représente. A gauche : distribution du nombre de noeuds, du diamètre et de la longueur de pousses. courtes d'un an appartenant à des hêtres respectivement âgés de 7 ans et de plus de 100 ans.

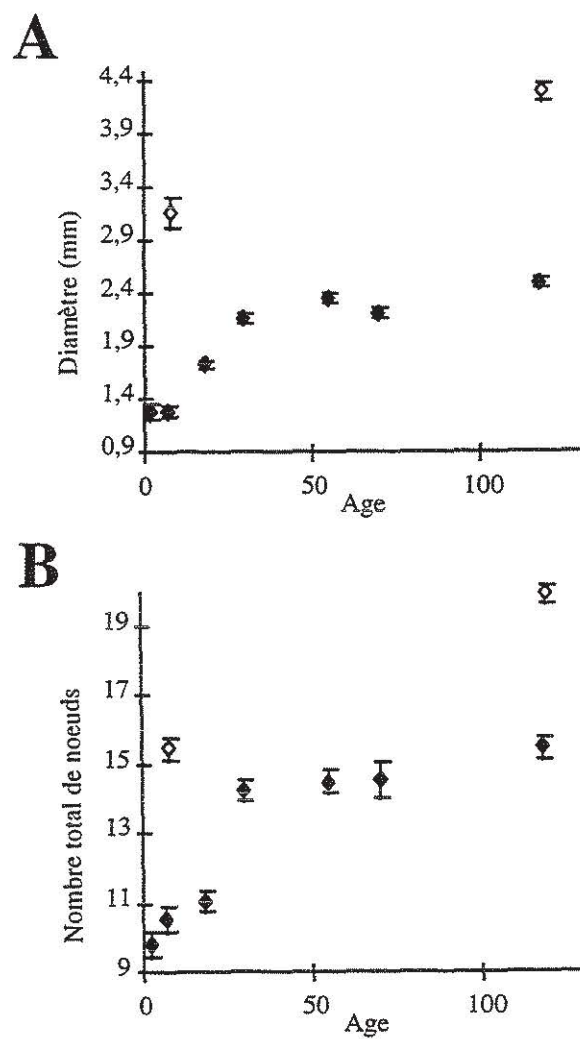


Figure 4 : Evolution du diamètre (A) et du nombre de noeuds (B) de la tige des pousses courtes d'un an (symbole noir) et d'une catégorie de pousses longues d'un an (symbole blanc) en fonction de l'âge des arbres qui les portent. Les traits associés aux symboles figurent l'intervalle de confiance.

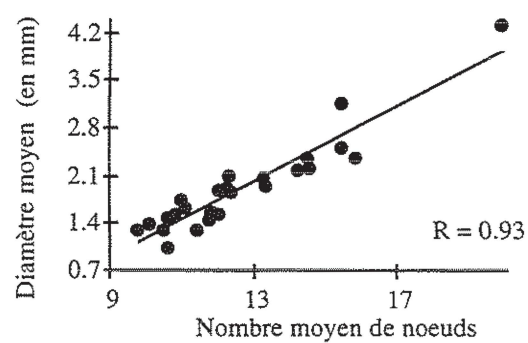


Figure 5 : Evolution du diamètre moyen des pousses courtes d'un an en fonction de leur nombre de noeuds. Les données présentées proviennent d'arbres d'âges, de formes et de milieux différents.

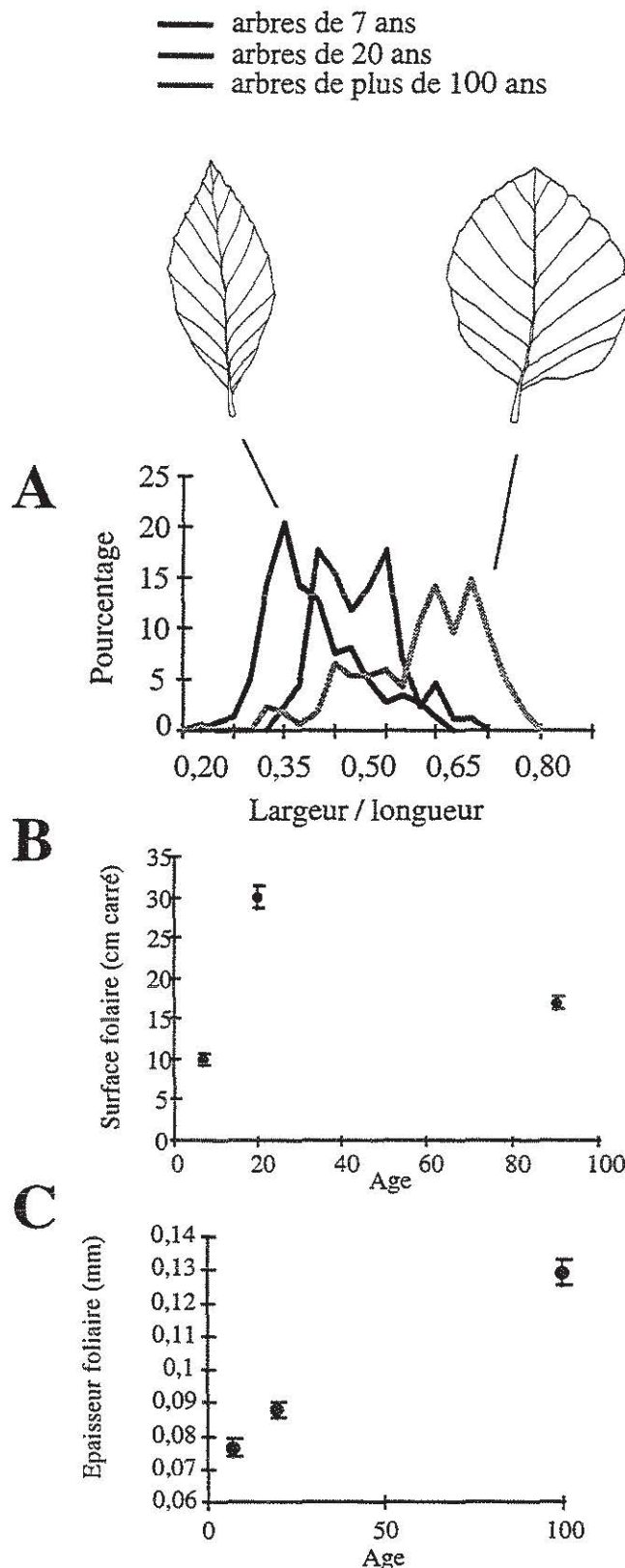


Figure 6 : Forme, surface et épaisseur des limbes foliaires de pousses courtes de l'année portées par des arbres d'âges différents. A : distributions du rapport "largeur du limbe/longueur du limbe" pour des arbres de 7 ans (noir), 18 ans (gris foncé) et de plus de 100 ans (gris clair) ; B : surfaces foliaires moyennes, C épaisseur foliaires moyennes associées à leur intervalle de confiance en fonction de l'âge des arbres.

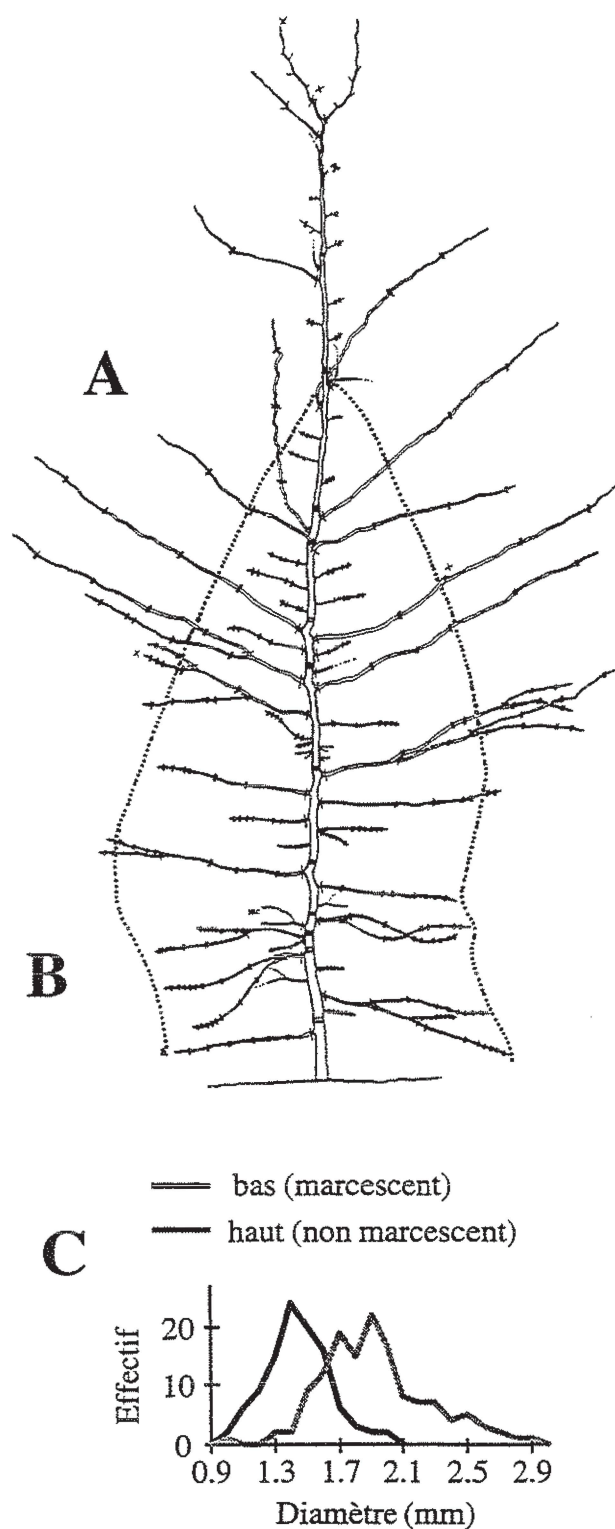


Figure 7 : Distribution des diamètres des pousses courtes d'un an en fonction de leur localisation dans les arbres. A et B indiquent les zones de prélèvement des pousses courtes ; (-) limite des accroissements annuels. C présente les distributions des diamètres des pousses courtes d'un an composant les 2 lots constitués : lot A (gris), lot B (noir).

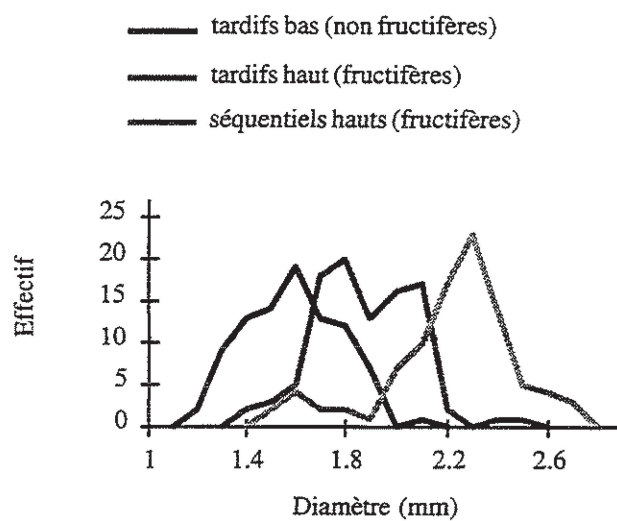


Figure 8 : Distribution des diamètres des pousses courtes d'un an en fonction de la localisation des rameaux épïcormiques qui les portent au sein de la couronne de vieux arbres ; les distributions en noir et gris foncé figurent respectivement les valeurs pour des pousses courtes portées par des structures épïcormiques du bas et du centre de la couronne ; la distribution en gris clair présente, à titre de repère, les valeurs pour des pousses courtes présentes sur les parties séquentielles de la périphérie de la cime.

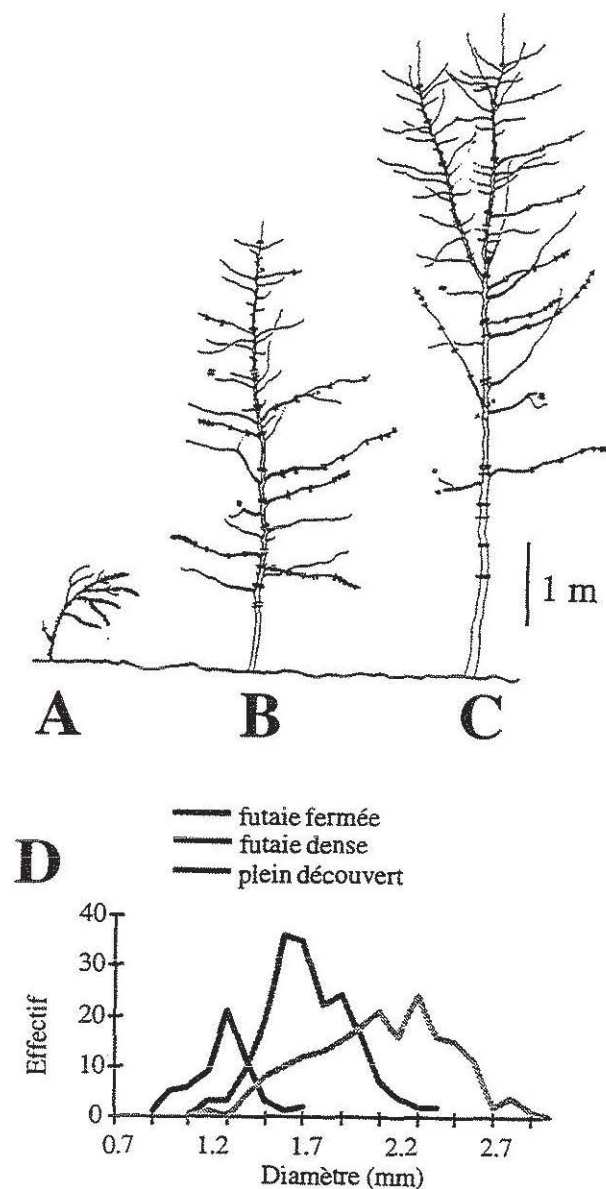


Figure 9 : Distribution des diamètres des pousses courtes d'un an en fonction de la structure d'arbres d'âges similaires bénéficiant ou non d'un abri forestier. A présente la structure d'arbres de 25 ans se développant sous futaie fermée, tandis que B et C présentent celles d'arbres de 18 ans se développant respectivement sous futaie dense et en plein découvert ; D présentent les distributions des diamètres des pousses courtes composant les 3 lots constitués : A (noir), B (gris foncé), C (gris clair); (-) limite des accroissements annuels.

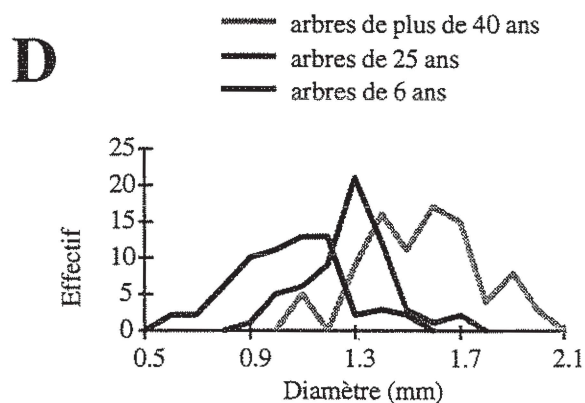
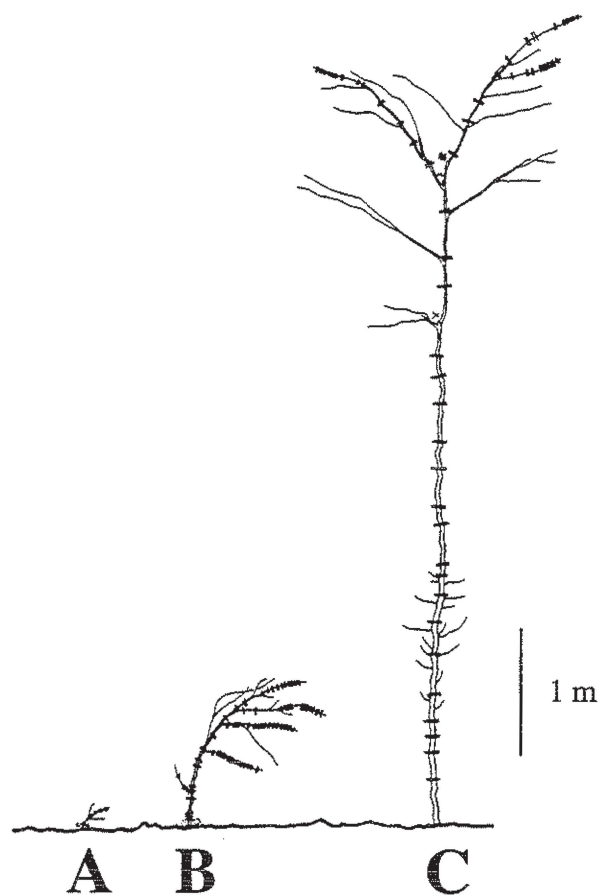


Figure 10 : Distribution des diamètres des pousses courtes d'un an en fonction de la structure d'arbres d'âges différents croissant sous futaie fermé au moment des observations ; A, B et C présentent respectivement la structure d'arbres de 7, 25 et de plus de 35 ans ; C présentent les distributions des diamètres des pousses courtes d'un an composant les 3 lots constitués : A (noir), B (gris foncé), C (gris clair) ; (-) limite des accroissements annuels.

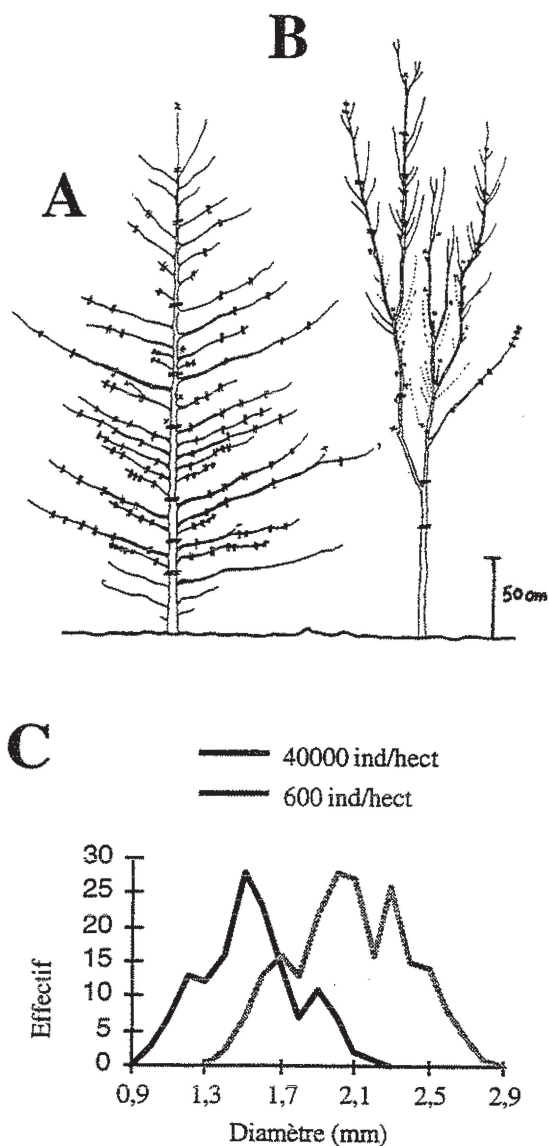


Figure 11 : Distribution des diamètres des pousses courtes d'un an en fonction de la structure d'arbres de 14 ans et plantés à faible et forte densités. A et B présentent des arbres respectivement plantés à faible et forte densités ; C présentent les distributions des diamètres des pousses courtes composant les 2 lots constitués : A (gris clair), B (noir) ; (-) limite des accroissements annuels.

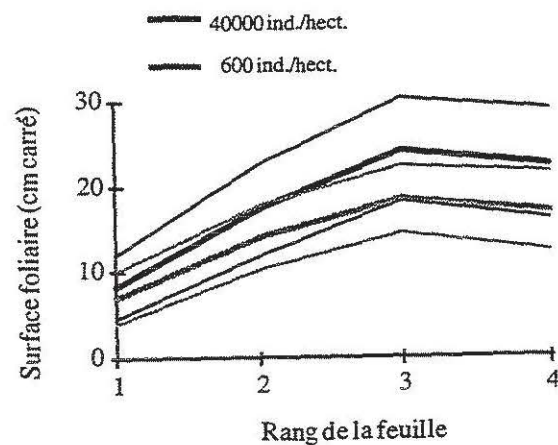
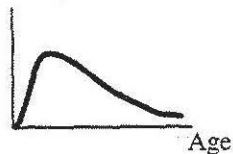


Figure 12 : Evolution de la surface des limbes foliaires appartenant à des pousses courtes de l'année portées par des arbres de 14 ans plantés suivant différentes densités ; la figure présente les moyennes (trait épais) des limbes foliaires de rangs différents sur les pousses courtes associées à leurs écartypes respectifs (trait fin) ; faible densité (gris clair), forte densité (noir).

Production annuelle
totale de matière sèche
(d'après Möller *et al.* 1954)

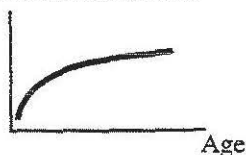


Longueur
des pousses annuelles
d'un axe principal

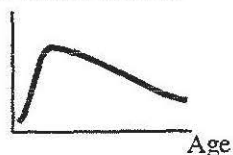


A
La croissance du hêtre
illustrée par 2 gradients
de différents niveaux

Forme
des limbes foliaires



Surface
des limbes foliaires



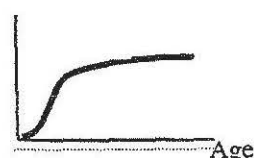
Epaisseur
des limbes foliaires



Diamètre
des u.c. courtes



Nombre de noeuds
des u.c. courtes



B
Les caractères morphologiques
des u.c. courtes

Figure 13 : Comparaison entre l'évolution des structures de différents niveaux composant l'appareil caulinaire des arbres au cours de leur développement (A) et celle des caractères morphologiques des pousses courtes d'un an (B).

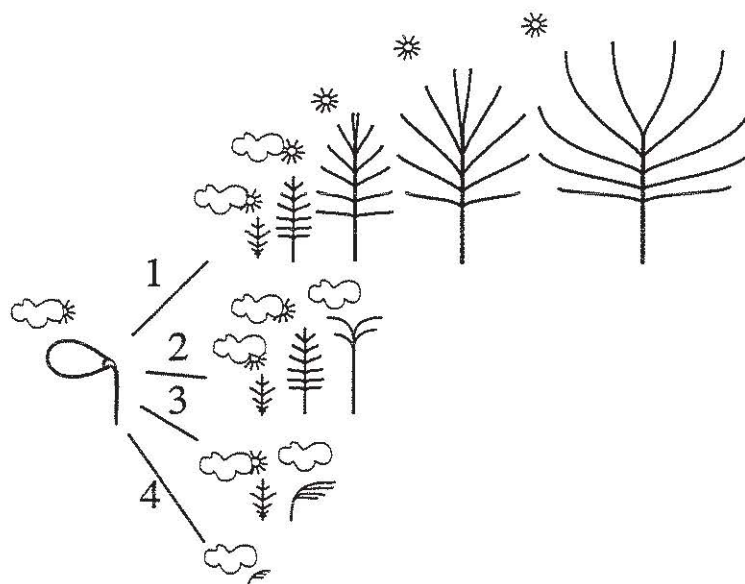


Figure 14 : Evolution de la forme des arbres en fonction de l'importance du couvert forestier ; chaque schéma, associé à un petit figuré exprimant l'importance du couvert forestier, présente la structure des arbres observés ; les flèches numérotées signalisent les différentes évolutions que les arbres peuvent suivre au cours de leur développement depuis le stade de la graine et en fonction de l'évolution du couvert sous lequel ils vivent ; figuré soleil (plein découvert) ; figuré soleil et nuage (futaie dense à claire) ; figuré nuage (futaie fermée).

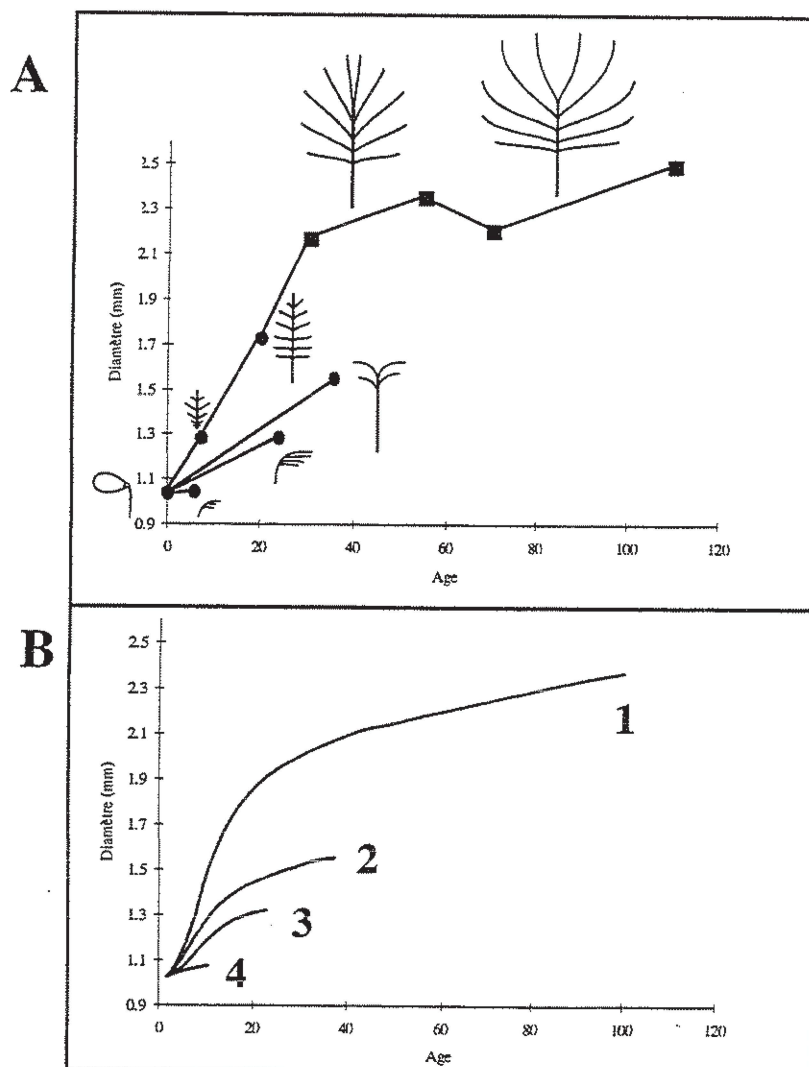


Figure 15 : Evolution du diamètre des pousses courtes d'un an en fonction de l'âge et de la forme des arbres observés ; A associe chaque diamètre moyen à des arbres d'âges et de formes différents observés dans des milieux variés ; B figure différentes évolutions théoriques des pousses courtes au cours du développement des arbres et dans des situations où le couvert forestier évolue plus ou moins rapidement (scénari 1, 2, 3 et 4 décrits en figure 14) : la courbe 1 présente l'évolution des pousses courtes dans un milieu de plus en plus ouvert, tandis que la courbe 4 présente l'évolution caulinare des pousses courtes pour des individus croissant d'emblée en milieu fermé ; les voies intermédiaires présentent des situations où le milieu se referme de plus en plus rapidement après la germination des graines.

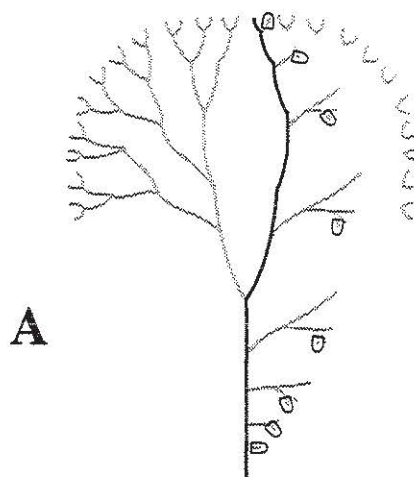
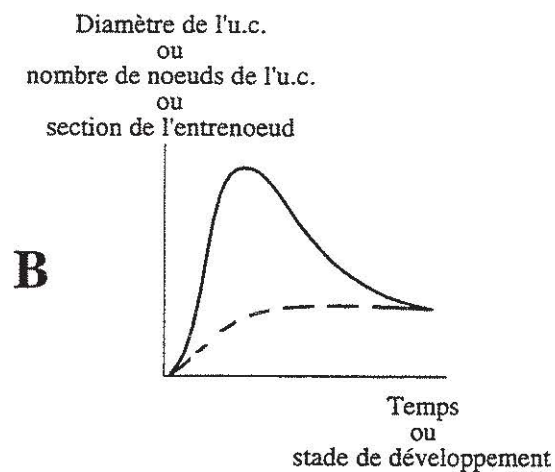


Figure 16 : Evolution théorique de la morphologie caulinare des pousses annuelles au cours du développement du hêtre ; La figure A présente le statut des structures considérées dans la plante ; le trait gris figure la structure globale de la plante, le trait noir souligne une structure directrice dans la plante, tandis que les figurés ronds désignent la situation topologique des pousses courtes formées tout au long du développement de la plante. La figure B présente l'évolution observée du diamètre ou du nombre de noeuds des pousses courtes (trait discontinu), mais aussi l'évolution du diamètre ou du nombre de noeuds des pousses successives constituant l'axe principal de la plante (trait continu) ; la pousse courte constitue la plus petite structure que peut réaliser un hêtre tandis que l'axe principal est constitué des plus grands accroissements annuels que peut former la plante à différents moment de sa vie.

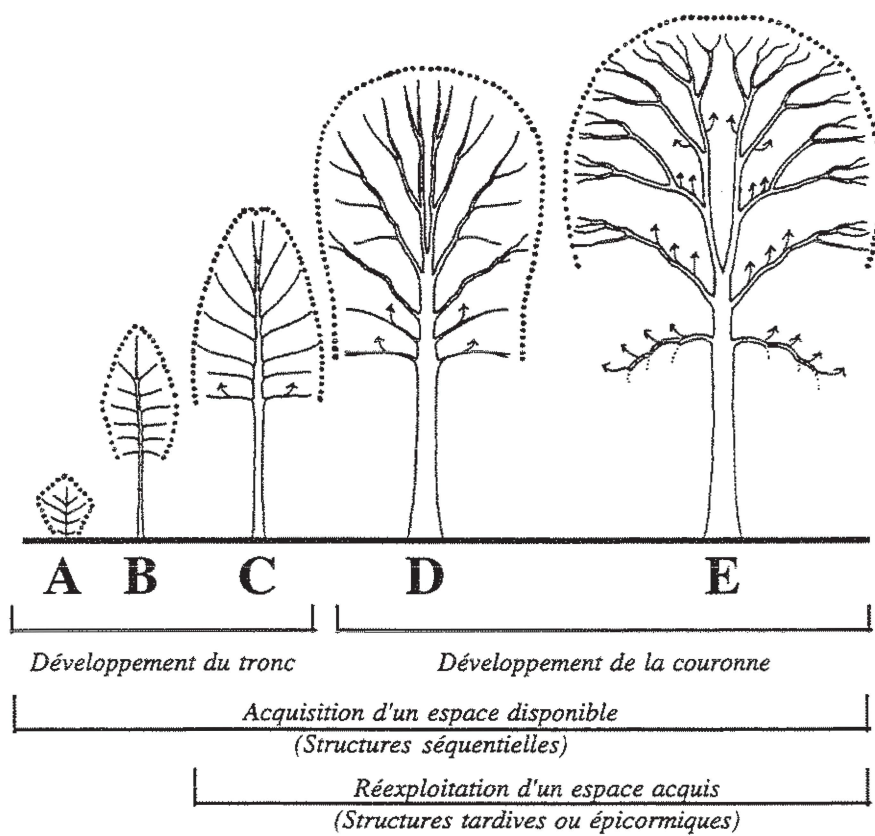


Figure 17 : Synthèse.